DOI:10.11931/guihaia.gxzw201808041

猕猴桃溃疡病抗性育种研究进展

王发明，莫权辉，叶开玉，龚弘娟，蒋桥生，刘平平，李洁维*

（广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室，广西壮族自治区 中国科学院 广西植物研究所，广西 桂林 541006）

摘要：猕猴桃细菌性溃疡病是一种危害世界猕猴桃生产的毁灭性病害，目前还没有有效的防治办法，培育抗性品种是保证猕猴桃产业健康发展的重要途径之一，猕猴桃溃疡病抗性育种也成为了近年来猕猴桃研究的热点。但目前大部分猕猴桃种质资源对溃疡病的抗性不明，限制了猕猴桃优异抗性种质资源的发掘和利用。虽然人们发展出了一些猕猴桃溃疡病抗性鉴定和评价方法，但是使用效果并不理想，存在较大的局限性，鉴定的准确性和稳定性还有待提高。该文针对猕猴桃溃疡病抗性育种中的几个方面，如抗性材料的选育（现有品种的抗性、抗性砧木研究和野生抗溃资源等），抗性鉴定和评价技术（大田鉴定、活体或离体鉴定等）及抗性机理研究等进行综述，并针对存在的问题，提出建设性意见。认为在猕猴桃溃疡病抗性育种过程中，最关键的是要建立一个科学、系统的溃疡病抗性评价体系，以对猕猴桃种质资源进行大规模的抗性普查和评估，在此基础上，充分利用种间杂交和工程育种技术加快抗性育种进程，并以此带动猕猴桃溃疡病抗性机理的深入研究和抗病基因的挖掘和利用等。最终旨在根本上解决猕猴桃生产中受溃疡病困扰这一关键难题，促进猕猴桃产业绿色、健康和可持续性发展。

关键词：猕猴桃，溃疡病，抗性育种，鉴定和评价，抗性机理

Research progress on kiwifruit resistance breeding to *Pseudomonas syringae* pv. *Actinidiae*

WANG Faming, MO Quanhui, YE Kaiyu, GONG Hongjuan, JIANG Qiaosheng, LIU Pingping, LI Jiewei*

（Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain，Guangxi Institute of Botany，Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences，Guilin 541006, Guangxi, China）

Abstract： Kiwifruit bacterial canker is one of the most destructive disease in kiwifruit industry and so far is incurable. It's believed that the healthy development of the kiwifruit industry is reliant on cultivars that are resistant to kiwifruit bacterial canker caused by *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* (Psa), and breeding Psa-resistant cultivars has been the hotspot in kiwifruit studies these years. However, the resistant levels of most of the existing kiwifruit cultivars or other wild genotypes were to date poorly understood, which hindered practical solutions to the problem of Psa by delaying the identification and use of highly resistant cultivars or wild individuals to breed tolerant or resistant scion and rootstock cultivars. Although some bioassays had been developed for identification and evaluation of kiwifruit resistant ability to Psa, they didn't seem to work well, and conflicting conclusions might be drawn as to the resistance of particular genotypes to Psa. A standard methodology for evaluation of Psa resistance in kiwifruit is required. Several aspects in

基金项目：国家自然科学基金地区科学基金项目(31560509)；广西自然基金项目（2015jjAA30059)；广西科技重大专项（桂科AA17204026-2）；广西重点研发计划项目（桂科AB16380091）；国家现代农业产业技术体系广西创新团队建设专项（nycytxcxtd-13-1）；广西科技重大专项（桂科AA17204097-13）[Supported by the Fund for Less Developed Regions of the National Natural Science Foundation of China（31560509）；Natural Science Foundation of Guangxi(2015jjAA30059)；Guangxi Key Research and Development Program (AB16380091); Earmarked Fund for China Agriculture Research System (nycytxcxtd-13-1); Key Special Fund of Science and Technology of Guangxi Science and Technology Major Program of Guangxi (AA17204026-2, AA17204097-13)]。

作者简介：王发明（1979-），男，山东日照人，博士，副研究员，主要从事果树遗传育种及抗病分子机理研究，（Email）wfm_rz@163.com。

***通讯作者**：李洁维，研究员，主要从事果树栽培与良种选育，（Email）lijw@gxib.cn。

Psa-resistance breeding, such as the breeding of resistant materials (including studies on the resistant ability of existing cultivars to Psa, the breeding of Psa-resistant rootstocks and the findings of Psa-resistant germplasm in wild species), the resistance identification and evaluation techniques (including the evaluation in the field, the in vitro bioassay and seedling bioassays) and the resistance mechanism were summarized here, and constructive suggestions aiming at the existing problems were proposed. The establishment of a scientific and systematic Psa-resistance evaluation assay was thought to be the first thing for Psa-resistance breeding, so as to perform a large-scale kiwifruit resources survey and resistance evaluation, and based on this, make full use of interspecific hybridization and genetic engineering technology to accelerate the process of Psa-resistance breeding, thus to drive in-depth study on the resistance mechanism of kiwifruit to Psa and further the mining and utilization of resistance genes. The ultimate goal was aimed at the fundamentally resolving of Psa threating the healthy development of kiwifruit industry, and promoting green, healthy and sustainable development of the kiwifruit industry.

Key words: kiwifruit, bacterial canker, resistance breeding, detection and evaluation, resistant mechanism

猕猴桃细菌性溃疡病是威胁世界猕猴桃生产的毁灭性病害(Chapman et al, 2012)，该病 1984 年在日本被第一次发现(Takikawa et al, 1989)，2008 年在意大利大面积暴发，并迅速扩散到世界其它国家（Balestra et al, 2009; Balestra et al, 2010; Mazzaglia et al, 2011），之后短短几年时间内，成为一种国际性的传染病害，危及到世界上几乎所有的猕猴桃产区。因其具有暴发突然、易复发、传播迅速、毁灭性强，难根除等特点，造成严重的经济损失，成为各国猕猴桃生产中的最棘手问题，严重影响了世界猕猴桃产业的健康、可持续发展（Khandan et al, 2013)。猕猴桃细菌性溃疡病是由丁香假单胞杆菌猕猴桃致病变种(*Pseudomonas syringae* pv. *Actinidiae*, Psa)侵染引起的病害(Takikawa et al, 1989)。该病可危害树干、枝条、嫩梢、叶片和花等部位，引起叶斑病、枝稍枯死及其它溃疡症状(Ferrante & Scortichini, 2010; Bull et al, 2011)。Psa 具有较强的生态适应性，它可以通过可移动遗传元件及毒力因子的获得或丢失、或者通过修改效应基因的种类和水平等获得对当地环境及宿主的适应性，例如目前全球性爆发和产生严重危害的一个 Psa 变种即产生了 Cu^{+}和抗生素抗性（Scortichini et al, 2012),大大增加了防治的难度。关于猕猴桃溃疡病的防治有较多报道(李淼等, 2009; 易盼盼, 2014; 张慧琴等, 2013;李聪, 2016)。但一旦溃疡病发生，目前仍没有可以治愈的方法，虽然防雨棚和生化试剂如铜制剂、抗生素、活性剂等的使用可以起到一定程度的作用，但主要还是防御性为主。而且这些措施的使用会提高生产成本，一些国家也因为可能存在的健康和生态问题而禁止某些化学试剂的使用。

通过多年的生产经验，人们发现选育抗病品种是防治猕猴桃溃疡病的有效途径。目前全世界有上百个猕猴桃品种或品系，几十个野生种类，其中也不乏一些对溃疡病抗性较强的资源，但大部分品种对溃疡病的抗性未知。本文对近几年来猕猴桃溃疡病在抗性品种选育、抗性鉴定和评价技术及其机理研究等方面进行较全面地综述，并针对存在的问题提出个人建议，以期为猕猴桃溃疡病抗性育种提供参考。

1. 抗性育种材料的选育

1.1 现有品种的溃疡病抗性

按最新的分类标准猕猴桃属被划分为 55 个种，76 个分类单元(Li, 2009)，绝大部分种类原产于中国。除了部

分近几年发展起来的 "软枣"类猕猴桃品种外，目前已培育的大部分分品种主要来自其中的"中华"猕猴桃种（包括"美味"变种），这主要基于其优良的园艺性状。然而"中华"类猕猴桃被证实大部分属于对溃疡病感病或中抗，例如国内主栽品种红阳、东红、晚红、脐红、金艳、Hort16A、金阳、金桃、金霞、楚红、庐山香等被证实对溃疡病感或高感(Beatson R, 2014; 刘娟, 2015; 石志军等, 2014; 易盼盼, 2014; 张慧琴等, 2013)；而海沃德、华优、早鲜、魁蜜、秦美、晨光、布鲁诺、米良 1 号、金什、翠玉、翠香、秦美等被认为是对溃疡病中抗或中感 (李淼等, 2009; 石志军等, 2014; 易盼盼, 2014; Beatson R, 2014 ; 刘娟, 2015)；只有少数几个品种如华特(毛花类)、徐香、金魁等被认为是对溃疡病抗或高抗(李淼等, 2009; 石志军等, 2014; 易盼盼, 2014)，而即使这些被认为抗或中抗的品种，也存在不同鉴定结果，如李聪 (2016) 和易盼盼等 (2014) 的研究认为"徐香"为中抗；同样，不同于他人(石志军等, 2014; 易盼盼, 2014; 刘娟, 2015)的研究，李淼等(2009)认为"秦美"为感病；虽然金魁被普遍认为对溃疡病高抗，但我们调查发现，在浙江"江山"市等海拔和湿度较高的部分区域也出现了 20%左右的溃疡病植株。这些不完全一致的结论出现，可能是由于不同区域大田气候、环境的影响和评估方法的不同，及猕猴桃人工接菌方法或病情指数评价方法不尽相同。新西兰多年来致力于猕猴桃溃疡病抗性育种研究，并通过大量的种内及种间杂交和实生选育，从大量后代群体中筛选出了优异的抗性品种材料，如 G3、G14 等品种，用于替换或补充感病的市场主流品种，如 Hort16A 等。并通过田间和人工接菌的方式筛选出了对溃疡病抗性较强的授粉雄株品种，如 M33，M56，Chieftain、King、Matua 和 M.series 等(http://www.kvh.org.nz/vdb/document/91188)，其中除了 M33 为四倍体外，其余均为六倍体。

1.2 抗性砧木研究

砧木的使用对接穗品种的早产、丰产、品质和抗性的提高等方面有较大的影响，对果树生产具有积极意义。已有研究表明，合适猕猴桃砧木的使用可以促进猕猴桃接穗品种的花芽分化 (Cruz-Castillo et al, 1991; Wang et al, 1994)和提高丰产性 (Cruz-Castillo et al, 1991)、提高可溶性固形物含量 (Cruz-Castillo et al, 1991; 李洁维等, 2004)、增强其生长势 (Cruz-Castillo et al, 1991; 蒋桂华等, 1998; 李洁维等, 2004; 王莉等, 2001; Clearwater et al, 2006)、提高抗逆性和抗病虫能力(Stewart et al, 1991; 王莉等, 2001; Erper et al, 2013)等。但针对溃疡病抗性的研究相对较少，邵卫平和刘永立等 (2015) 分别从徐香和布鲁诺的 13 个实生株系中筛选出了"徐香"实生苗 2 号和"布鲁诺"实生苗 3 号抗性植株，作为猕猴桃溃疡病抗性砧木使用，并通过 CAT 和 POD 酶活性进行了验证；Lei et al (2015) 通过 QM91136 和 SX45872 杂交获得了优良抗性砧木 YZ310，并通过离体枝条、叶片接菌等方法进行了验证。新西兰等国家在猕猴桃抗溃砧木研究上也较早开展(Beatson, 2014)，并且近几年筛选出的一个砧木品种"邦蒂"被证实具有较强的溃疡病抗性，其相对于常用的砧木品种"布鲁诺"，除了能显著增强接穗的溃疡病耐受性外，还有较好的抗旱耐涝特性，并且比嫁接到"布鲁诺"砧木上能提前开花一周左右。但是因为其丰产性较低，在栽培中必须密植 (New Zealand Kiwifruit Book, 2016)。合适砧木的选择和使用对猕猴桃生产具有显著的作用，但目前在猕猴桃溃疡病抗性砧木的研究上还远远不够，主要原因之一是育种者普遍缺少抗性砧木资源，现有砧木的选育主要从现有品种的杂交后代或实生苗中获得，而现有品种大部分被证明不抗溃疡病，所以选育困难较大。而其它猕猴桃野生种类中不乏抗性较强的植株，如果能针对性地开展研究，必能推动优良猕猴桃抗溃砧木的选育进程。

1.3 野生猕猴桃种类中的抗溃资源

我国猕猴桃野生种质资源极其丰富，野生猕猴桃在长期自然选择下具备强大的适应性和抗逆基因，且有丰富的遗传变异，是品种改良的重要基础资源。从野生资源中选择优良种质，特别是果实品质和抗逆、抗病性优良的

种质，对现有品种进行改良成了良种培育的重要手段。目前国内一些研究证明某些野生种类对猕猴桃溃疡病具有显著抗性，例如“毛花” (易盼盼, 2014)、“软枣” (易盼盼, 2014)、“四萼” (刘娟, 2015) 、“京梨” (刘娟, 2015)等，新西兰曾借着猕猴桃溃疡病大规模爆发的机会，对 PFR（Plant & Food Research Limited）收集在 Te Puke 种质圃的大量猕猴桃种质资源进行溃疡病抗性鉴定，从 24 个不同种类的 3500 份材料中，筛选鉴定出了一系列抗性较强的野生种类，这些种类属于净果组中的软枣、大籽、对萼、葛枣、黑蕊、紫果等(Datson et al, 2015)。笔者所在单位广西植物研究所自 1976 年开始猕猴桃的分类学研究和野生种质资源的调查、收集和保存，目前已建立了华南地区最大的猕猴桃种质资源圃，收集的核心种质有 40 多个，其中 10 多个种类或变种原产于广西，具有丰富的遗传多样性。除了前期报道过的部分抗性资源外(Li et al, 2013)，继续通过大田观察结合离体鉴定的方式从毛花、对萼、四萼、大籽、阔叶、桂林、软枣、异色、京梨等种类中筛选出了一批对溃疡病抗或高抗的单株（文章另文发表）。因此如果能充分利用国内的资源优势，对野生种质进行溃疡病抗性的全面、系统研究，将有利于发现更多优良抗性种质，减少抗病育种的盲目性，有目的、针对性的进行良种选育。

2. 抗性鉴定和评价技术

2.1 大田鉴定

目前对猕猴桃品种的溃疡病抗性鉴定主要是通过大田调查的方式得出的，大田鉴定是对品种进行溃疡病抗性鉴定的最直接的方法，王振荣等 (1998) 和李瑶等 (2001) 确立了通过调查病枝数量和主杆病斑所占茎围的比例作为对溃疡病进行分级的标准，通常把溃疡病划分为高抗、中抗、中感、高感和全株死亡等 5 个等级，并逐步被他人广泛使用 (申哲等, 2009; 易盼盼, 2014; 刘娟, 2015)。除此以外，也有通过叶片病斑多少和病斑面积计算溃疡病的发病率和病情指数，李聪等(2016)通过这种方法进行鉴定，结果显示毛花高度抗病，属高抗品种；徐香、金魁、金农 2 号、海沃德中度抗病，属中抗品种；秦美和金香中度感病，属中感品种；楚红、黄金果高度感病，属高感品种，但与其他人的鉴定结果存在一定差别，可见国内目前在溃疡病抗性的田间评价方法方面仍没有形成统一的意见。而新西兰等国家在溃疡病的田间抗性评价方面也没有形成系统的方法，他们主要是根据田间植株的因病死亡率、嫩枝的感染率和硬枝的感染率等方面来对品种的抗性进行评价(http://www.kvh.org.nz/vdb/document/91188)。

2.2 活体或离体鉴定

虽然大田鉴定为猕猴桃溃疡病抗性鉴定提供了最直观的方法，但大田鉴定受病原菌传播情况、年度气候、地理环境、管理措施等多种因素的影响，鉴定结果往往并不一致，需要漫长的观察周期。在猕猴桃幼苗期进行活体接菌鉴定成为另一种较直观的判别方式。猕猴桃活体鉴定一般采用茎干或叶片接菌的方式，对茎干接菌时一般采用打孔(石志军等, 2014; 易盼盼, 2014; Lei et al, 2015)或针刺 (石志军等, 2014; 邵卫平和刘永立, 2015; Datson et al, 2015)的方式，接菌完后在一定温度和湿度的环境下培养一段时间，最后根据感病情况 (易盼盼, 2014; 邵卫平和刘永立, 2015)及伤口附近病斑的大小(Lei et al, 2015)、长度 (Datson et al, 2015)或菌脓的情况(石志军等, 2014)对抗病性进行鉴定。而叶片接菌也一般采用刺伤 (Lei et al, 2015)、表皮皮下注射(张慧琴等, 2014)的方式，根据接菌后叶片病斑大小 (Lei et al, 2015)、发病率 (张慧琴等, 2014)等进行抗性评价。活体鉴定技术相对于大田自然鉴定可以较好的控制发病条件的一致性，更接近于植株自身抗性的自然反应，但活体接菌鉴定需要严格的实验室环境和复杂的处理和操作过程，大规模、批量化鉴定有一定的难度，存在病原菌扩散的风险，且植株苗期与成株

的抗性存在一定的差别，与大田鉴定结果存在一定差异。除此以外，离体枝条和离体叶片接菌鉴定技术在其它果树的抗病性评价上得到广泛应用(Tynan et al, 1998; Cao et al, 1999; Abe et al, 2007; Wan et al, 2015; Gonçalves-Zuliani et al, 2016)，并在猕猴桃上进行借鉴。猕猴桃离体枝条接菌鉴定主要是使用打孔或针刺的方法接菌，然后在一定的温度和湿度下进行离体培养，根据接菌处病斑的长度、半径或菌脓的状态等对品种的抗性进行评价(张慧琴等, 2014; 易盼盼, 2014; Lei et al, 2015)。但离体叶片接菌的方法(张慧琴等, 2014)被证实鉴定效果不理想。虽然在猕猴桃研究上，借鉴了其它果树离体鉴定方法，但是在具体的材料处理方式、接菌时间、培养温度、湿度等并不完全一致，抗性鉴定结果的评价标准也不统一，导致相同品种的抗性鉴定可能出现不同结果。作为一种细菌性病害，猕猴桃溃疡病的病原菌具有一定的特殊性，适用于真菌病害的鉴定和评价方法不一定适用于猕猴桃溃疡病，因此建立一种适宜于细菌性病原菌的，可操作性强的、简单的统一的猕猴桃溃疡病抗性离体鉴定技术体系势在必行。新西兰 PFR 公司(Hoyte et al, 2015)建立了硬枝接菌鉴定技术和嫩枝接菌鉴定技术对猕猴桃种质资源进行溃疡病抗性评价，然后通过 WSBI（woody stem bioassay index）和 GSSBI （green stem-stab bioassay index）指数来评估感病水平，已被用于部分品种及大量种内种间杂交后代群体的溃疡病鉴定上，并与大田抗性鉴定结果表现出一定的正相关性。但是其抗性评估方法略显复杂，病斑长度的测量基于毫米级的维度，分辨率较低，还没有被他人大量使用借鉴的报道，可能还处于技术发展的早期阶段。

3. 抗性机理研究

早期国内外对猕猴桃溃疡病抗性机理方面的研究主要基于形态(李淼等, 2002; 李淼等, 2003; 李淼等, 2005; 张小桐, 2007; 李聪, 2016; 李庚飞等, 2008)和生理生化(李淼等, 2005; 张小桐, 2007; 李淼等; 2009; 石志军等, 2014; 易盼盼, 2014; 李聪, 2016;)等方面，详见李黎(2013)和高小宁(2012)等之前的综述文章。近几年在溃疡病抗性分子机制方面也取得了一定的进展，文欢等(2016)比较了感病品种“红阳”和抗病品种“徐香”的 NBS-LRR 类抗病基因在结构上的差异，通过氨基酸比对和系统进化树分析，结果表明徐香 NBS 结构域更为完整，可能与抗病性相关，并且筛选出两对抗性相关引物；Petriccione et al(2013; 2014)通过蛋白质组学双向电泳的方法，分别研究了猕猴桃在 Psa 侵染后不同时间其枝条及叶片的蛋白表达差异，鉴定出了一系列病程相关差异表达蛋白，对于理解 Psa 与猕猴桃的互作分子机制具有积极意义，但由于双向电泳技术的局限性，其所能鉴定出的差异表达蛋白可能只占少数；Michelotti et al(2015)等曾使用 RNA-seq 技术对苯并噻二唑（ASM，一种植物活性剂）处理过的猕猴桃叶片和对照在 Psa 侵染早期不同时间的基因差异表达模式进行研究，分析 Psa 与猕猴桃互作的分子机理及 ASM 的抗性调控机制。但使用 ASM 通过激素调控抗性的方式进行研究，与猕猴桃本身抗病基因所调控的抗病作用途径和抗性表达模式可能有较大区别，具有一定的局限性；Wang et al(2018)通过转录组测序的方式研究了猕猴桃与溃疡病菌互作的分子机理，鉴定出 8255 个差异表达基因，并发现萜烯类代谢基因的表达差异明显，可能在植物防御中发挥作用；Wang et al(2017)通过全转录组测序的方式，研究了“中华”(“红阳”和“金艳”)、“毛花”和“软枣”猕猴桃等 3 个种类 4 个样本受溃疡病菌侵染后在 LncRNA、Circular RNA 与编码基因之间的种间差异表达模式。结果表明，无论是蛋白编码基因还是 LncRNA 或 Circular RNA 转录本的表达都具有种间特异性，而模式触发的免疫反应（PTI）是造成猕猴桃响应溃疡病菌侵染种间差异的主要原因。通过加权基因共表达网络分析，发现 LncRNA 和 circular RNA 均参与到宿主对溃疡病菌的免疫防御过程，并认为毛花和软枣猕猴桃抗病的原因可能是因为溃疡病菌无法锚定其受体基因从而不能抑制宿主的 PTI 抗性反应。研究结果为通过种间杂交培育猕猴桃溃疡病抗性品种或通过新的基因编辑手段进行工程育种提供了理论基础。对猕猴桃的抗性机理进行研究可以为猕猴

桃抗性育种提供理论依据，特别是抗性基因的定位和分子标记开发将加快猕猴桃抗性育种的进程，但关于溃疡病抗性基因的定位和克隆，目前还未见正式报道，笔者在 2017 年到访新西兰 PFR 公司期间，Zac Hanley 博士介绍了他们在溃疡病抗性基因定位方面的进展，表示已经将溃疡病抗性基因定位到了一个较小的区间内。

4. 加快猕猴桃溃疡病抗性育种的建议

4.1 对猕猴桃种质资源进行大规模溃疡病抗性鉴定和评价

近几年来猕猴桃新品种层出不穷，但大部分品种均是昙花一现，除了其在主要园艺经济性状上对现有主流品种没有明显优势之外，在审定品种时对其溃疡病抗性性状缺乏鉴定也是重要原因之一。作为影响猕猴桃生产的重要因素之一，一个优良猕猴桃品种对溃疡病抗性的强弱关系到其能否大规模推广和可持续发展。近几年抗性较强的品种“徐香”持续获得较大面积的种植和推广也主要基于此种原因。但是目前只有为数不多品种对溃疡病的抗性相对比较明确，而且普遍缺乏抗性品种。这主要是由于大部分品种是由中华类猕猴桃通过种内杂交或实生选育而来，但中华类猕猴桃普遍缺乏溃疡病抗性基因，遗传背景相对比较狭窄。不仅如此，对其它种类猕猴桃的溃疡病抗性研究更少，只有少数几个种类的猕猴桃被证实对溃疡病具有普遍抗性，而大部分种类猕猴桃的溃疡病抗性不明，缺少针对性的研究，大量优异野生抗性种质资源有待挖掘，限制了这些资源的进一步开发利用。建议加快猕猴桃种质资源的溃疡病抗性评价工作，并在新品种登记或审定过程中把溃疡病抗性评价作为重要内容之一。

4.2 建立更科学、系统的猕猴桃溃疡病抗性鉴定和评价技术体系

目前大部分猕猴桃种质资源的溃疡病抗性不明，主要是由于长期以来缺乏有效的抗性鉴定手段。目前通过大田调查确定品种的溃疡病抗性仍是主要手段，但通过大田鉴定需要一定的发病条件和漫长的观察周期，不仅如此，有时病害调查方法也直接影响着鉴定结果，例如，很多研究人员习惯用病情指数，通过计算发病叶片的数量或是病斑的数量评价抗性水平，但实践证明，这种方法在猕猴桃上的应用并不科学，例如 Vanneste et al(2014)和 Nardozza et al(2015)的研究表明，抗性种类软枣猕猴桃在叶片接菌后，出现了比感病品种更快更严重的症状反应；笔者在进行抗性材料“江底村毛花”和感病材料“红阳”的活体叶片接菌时，也发现了同样的现象，虽然在接菌 5-6 周移出培养箱后“红阳”全株死亡而“江底村毛花”正常生长，但是是“江底村毛花”而不是“红阳”在接菌一周时出现了明显的叶片感病症状。因此如果使用这种计算病情指数的方法来判定猕猴桃溃疡病抗性的水平将可能得到完全相反的结果。而活体或离体人工鉴定技术也仍不够成熟，鉴定方法和评价标准比较混乱，例如有些研究人员在活体或离体鉴定时使用感病率来评价抗性水平，而更科学的来说，在接种材料、接种环境和操作完全一致的情况下，相同类型材料的感病程度应该是一致的，不应存在感病率一说，也从反面说明了这种方法的不稳定性。现有的抗性鉴定方法在使用上都存在一定的局限性，建议完善和统一猕猴桃溃疡病抗性鉴定评价方法，特别是建立更科学可靠的溃疡病离体快速鉴定和评价技术体系。

4.3 充分利用种间杂交和工程育种技术加快抗性育种进程

目前国内包括新西兰大部分主栽品种的选育大都使用现有品种作为育种亲本，通过种内杂交获得。只有少量品种为种间杂交获得，例如“金艳”猕猴(Zhong et al, 2012)就是武汉植物园使用“毛花”和“中华”类猕猴桃通过种间杂交获得的优良品种，但遗憾的是，其溃疡病抗性并没有获得显著提升(易盼盼, 2014; Wang et al, 2017)。说明即使是使用抗性种类杂交也要考虑到后代性状分离的现象。虽然之前人们开展了一些种间杂交并获得一些特异材料(王圣梅等, 1989; 朱鸿云等, 1994; 安和祥等, 1995; 范培格等, 2004)，但主要目的不是为了获得抗性品种，也未

进行全面的抗性评价。虽然野生种类猕猴桃育种的综合园艺性状较差，但某些种类具有中华猕猴桃所不具有的一些优良特性，如抗病抗逆性（毛花、软枣、葛枣、大籽、对萼等）、易剥皮（毛花）、丰产（阔叶、桂林）、常绿（柱果、白萼、两广、奶果）及花朵鲜艳（毛花、奶果、革叶）、风味独特（长果、金花、毛叶硬齿）等优良性状，具有重要的育种价值和应用前景，如果能利用某些具有独特园艺性状的抗性种类进行聚合育种，通过种间杂交和基因渐渗的方式培育优良抗性新品种，将具有广泛的应用前景。除此以外，应该充分利用基因工程育种技术缩短育种进程，提高育种效率。目前，猕猴桃转基因育种涉及猕猴桃的发育生理调控、营养及品质提升、抗病虫、抗逆和株型改良等。国内猕猴桃转基因技术应用稍晚，主要在于猕猴桃转基因技术体系的建立和验证，并且主要关注于植株的抗逆性，果实的储藏保鲜和果实抗病性等性状。针对溃疡病的转基因研究相对较少，周月等(2014)以红阳猕猴桃为材料，通过根癌农杆菌介导将 CaMV35S 启动子调控下的 LJAMP2 基因导入红阳猕猴桃，成功获得了转基因植株，但尚未见进一步验证的报道。近几年随着猕猴桃转基因或高效基因编辑技术体系的成熟和改进(Wang et al, 2018)，将为猕猴桃溃疡病抗性品种的选育带来春天。建议充分利用现代工程育种技术，通过转基因、基因编辑、幼胚拯救、倍性育种、物理化学诱变育种等方式，加快抗性育种进程。

4.4 充分发挥国内资源优势，建立科学有序的资源交流和共享机制

我国是猕猴桃种质资源最丰富的国家，在猕猴桃溃疡病抗性品种选育上具有得天独厚的优势，但目前建立较完整的种质资源活体基因库的只有为数不多的几家科研单位，这些单位很多都是历经几十年和几代人的努力，通过千辛万苦的野外调查和收集，才具有现在的规模。作为最宝贵的科研战略资源，“敝帚自珍”实在情有可原。但是一味“闭关锁国”、“闭门造车”也不利于这些资源的充分开发利用。这就需要一种合理的有效的资源交流和使用机制，在尊重和承认知识产权的基础上，创新合作机制。国内建立的几个国家级的猕猴桃产业联盟囊括了国内大部分猕猴桃科研单位或重要企业，也都把促进资源的交流交换和合作开发作为主要议题，但都没有形成好的共享共赢合作机制和有约束力的契约文件。建议能以国家级猕猴桃产业体系或产业联盟为平台依托，进行顶层规划和设计，建立有保障的长效合作和共赢机制，尊重和平衡各方关切，促进资源的合理共享和利用，加快猕猴桃溃疡病抗性育种进程，促进我国猕猴桃产业的健康有序发展。

5. 展望

猕猴桃溃疡病抗性育种相对进展缓慢，主要原因是猕猴桃溃疡病抗性鉴定和评价方法的不成熟，导致大部分猕猴桃种质资源的溃疡病抗性不明，人们无法有效利用抗性资源进行抗病育种，也限制了抗病基因资源的挖掘和利用。因此要加快猕猴桃溃疡病抗性育种进程，建立一个科学的、准确性高的快速鉴定方法是关键所在。相信随着溃疡病抗性鉴定技术和评价方法的不断发展和完善，将会有越来越多的优异溃疡病抗性品种或高抗野生种质被发掘和利用，从根本上解决猕猴桃生产中受溃疡病困扰这一关键难题，促进猕猴桃产业绿色、健康和可持续性发展。

参考文献

ABE K, KOTODA N, KATO H, et al, 2007. Resistance sources to Valsa canker (*Valsa ceratosperma*) in a germplasm collection of diverse Malus species[J]. Plant Breed, 126(4): 449-453.

AN HX, CAI DR, MU XJ, et al, 1995. New germplasm of interspecific hybridization in *Actinidiae* [J]. Acta Hort-amsterdam Sinica , (2): 133-137[安和祥，蔡达荣，母锡金，等，1995. 猕猴桃种间杂交的新种质[J]. 园艺学报，(2): 133-137]

BALESTRA G M, RENZI M, MAZZAGLIA A, 2010. First report of bacterial canker of *Actinidia deliciosa* caused by *Pseudomonas syringae*bpv. *Actinidiae* in Portugal [J]. New Dis Rep, 22: 10.

BALESTRA GM, MAZZAGLIA A, QUATTRUCCI A, et al , 2009. Occurrence of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* in Jin Tao kiwi plants in Italy[J]. Australas Plant Dis Notes, 48(2): 299-301.

BEATSON R, 2014. Breeding for Resistance to Psa: Strategies & Breeding[J]. http://www.kvh.org.nz/vdb/document/677.

BULL CT, CLARKE CR, CAI R, et al, 2011. Multilocus sequence typing of *Pseudomonas syringae* sensu lato confirms previously described genomospecies and permits rapid identification of *P. syringae* pv. *coriandricola* and *P. syringae* pv. *apii* causing bacterial leaf spot on parsley[J]. Phytopathology, 101(7): 847.

CAO T, SAYLER RJ, DEJONG TM, et al, 1999. Influence of Stem Diameter, Water Content, and Freezing-Thawing on Bacterial Canker Development in Excised Stems of Dormant Stone Fruit[J]. Phytopathology, 89(10):962-966.

CHAPMAN JR, TAYLOR R K, WEIR BS, et al , 2012. Phylogenetic Relationships Among Global Populations of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*[J]. Phytopathology, 11(102): 1034-1044.

CLEARWATER MJ, SELEZNYOYA AN, THORP TG, et al, 2006. Vigor-controlling rootstocks affect early shoot growth and leaf area development of kiwifruit[J]. Tree Physiol, 26(4): 505-515.

CRUZ-CASTILLO J G, LAWES G S, WOOLLEY D J, et al, 1991. Rootstock influence on kiwifruit vine performance[J]. N Z J Crop Hortic Sci, 4(19): 361-364.

DATSON P, NARDOZZA S, MANAKO K, et al, 2015. Monitoring the *Actinidia* germplasm for resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*[J]. Acta Hortic,(1095): 181-184.

ERPER, ISMAIL, TUNALI, et al, 2013. Characterization of root rot disease of kiwifruit in the Black Sea;region of Turkey[J]. Eur J Plant Pathol, 136(2):291-300.

FAN PG, AN HX, CAI DR, et al, 2004. Interspecific hybridization between species of *Actinidiae* L. and breeding of superior selection [J]. J Fruit Sci, (3): 208-211. [范培格，安和祥，蔡达荣，等，2004. 美味猕猴桃海沃德与毛花猕猴桃种间杂交及优株的选育[J]. 果树学报, (3): 208-211.]

FERRANTE P, SCORTICHINI M, 2010. Molecular and phenotypic features of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* isolated during recent epidemics of bacterial canker on yellow kiwifruit (*Actinidia chinensis*) in central Italy[J]. Plant Pathol, 59(5): 954-962.

GAO X, ZHAO ZB, HUANG QL, Qin H, et al, 2012. Research progress on bacterial canker disease of kiwifrui [J]. J Fruit Sci ,(02): 262-268. [高小宁，赵志博，黄其玲，等，2012. 猕猴桃细菌性溃疡病研究进展[J]. 果树学报，(02): 262-268.]

GONCALVES-ZULIANI AO, NANAMI DSY, BARBIERI BR, et al, 2016. Evaluation of Resistance to Asiatic Citrus Canker among Selections of Pêra Sweet Orange (Citrus sinensis)[J]. Plant Dis, 100(10): 1994-2000.

HOYTE S, REGLINSKI T, ELMER P, et al, 2015. Development and using bioassays to screen for Psa resistance in Neaw Zealand kiwifruit[J]. Acta Horticulturae Hort-amsterdam, (1095): 171-180.

JIANG GH, XIE M, CHEN XX, et al, 1998. Rootstock effects on growth and fruiting in kiwifruit [J]. Acta Agric Zhejiangensis , (03): 50-51. [蒋桂华，谢鸣，陈学选，等,1998. 砧木对猕猴桃生长结果的影响[J]. 浙江农业学报,(03): 50-51.]

KHANDAN HAN, WORNER SP, JONES EE, et al, 2013. Predicting the potential global distribution of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* (Psa)[J]. N Z Plant Protect, (66): 184-193.

L M, TAN GJ, LI Y, et al, 2009. The Activly Changes of Several Protective Enzymes in cell of different K iwifruit cultivars Infection with K iwifruit Bacterial Canker by *pseudomonas syringae* pv *Actinilae* [J]. Acta Laser Biology Sinica, (03): 370-378. [李淼，檀根甲，李瑶，等，2009. 不同抗性猕猴桃品种感染溃疡病前后几种保护酶活性变化[J]. 激光生物学报, (03): 370-378.]

LEI YS, JING ZB, LI L, 2015. Selection and Evaluation of a New Kiwifruit Rootstock Hybrid for Bacterial Canker Resistance[J]. Acta Hort, (1096).]

LI C, 2016. Correlation of the relationship between resistance of branch leaves structure and inclusion and kiwifruit

canker[D]. Northwest A ＆ F University. [李聪，2016. 猕猴桃枝叶组织结构及内含物与溃疡病的相关性研究[D]. 西北农林科技大学.]

LI GF, ZHOU SB, LI Y, 2008. A preliminary study on the relationship between dermal pore characteristics of kiwifruit and resistance to ulcer disease [J]. Chin Plant Prot, (05): 30-31. [李庚飞，周胜波，李瑶，2008. 猕猴桃枝条皮孔特征与抗溃疡病之间的关系初探[J]. 中国植保导刊, (5): 30-31.]

Li J W, Ye K Y, Gong H J, et al, 2013. Studies on morphological, physiological, and biochemical characteristic of kiwifruit canker resistant germplasm-resource[C]. Mt Maunganui, New Zealand.

LI JW, WANG XG, MO L, et al, 2004. Study on the selection of rootstocks for the good clone 'Shimei' of *Actinidia deliciosa* [J]. Guihaia , (1): 43-48.[李洁维，王新桂，莫凌，等，2004. 美味猕猴桃优良株系"实美"的砧木选择研究[J]. 广西植物, (1): 43-48.]

LI L, ZHONG CH, LI DW, et al, 2013. Research progress on bacterial canker disease of kiwifrui [J]. Huazhong J Agr University , (5): 124-133. [李黎，钟彩虹，李大卫，等，2013. 猕猴桃细菌性溃疡病的研究进展[J]. 华中农业大学学报，(5): 124-133.]

LI M, TAN G, LI Y, et al, 2003. Relationship between the shoot tissue structure of kiwifruit cul tivars and bacterial canker disease resistance [J]. Anhui J Agr University ,(3): 240-245. [李淼，檀根甲，李瑶，等，2003. 猕猴桃品种枝条组织结构与抗溃疡病关系的初步研究[J]. 安徽农业大学学报，(3): 240-245.]

LI M, TAN GJ, LI Y, et al, 2002. Study ON the Leaf Tissue Structure of Kiwifrit Culivars in Relation to Bacterial Canker Disease Restance [J]. Anhui J Agric Sci, (5): 740-742. [李淼，檀根甲，李瑶，等，2002. 猕猴桃品种叶片组织结构与抗溃疡病的关系[J]. 安徽农业科学, (5): 740-742.]

LI M, TAN GJ, LI Y, et al, 2005. Resistance mechanism of kiwifruit cultivars to *Pseudomonas syringae pv. actinidiae* [J]. J Plant Prot,(01): 37-42. [李淼，檀根甲，李瑶，等，2005. 猕猴桃品种对细菌性溃疡病的抗性机制[J]. 植物保护学报. (01): 37-42.]

LI M, TAN GJ, LI Y, et al, 2009. A Study on the Relationship beween Isozyme and the Resistance of Kiwifruit Cultivars to Bacterial Canker by *Pseudomonas syringae* pv *actinidiae* [J]. Acta Laser Biol Sinica , (02): 218-225. [李淼，檀根甲，李瑶，等，2009. 几种同工酶与猕猴桃品种对溃疡病抗性关系的研究[J]. 激光生物学报, (02): 218-225.]

Li X, Li J, Soejarto DD, 2009. Advances in the study of the systematics of *Actinidia* Lindley[J]. Chin Front Biol, 4(1): 55-61.

LI Y, CHENG HY, FANG SM, et al, 2001. Prevalent forecast of kiwfruit bacterial canker caused by *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* [J]. Chin J Appl Ecol , (3): 355-358. [李瑶，承河元，方书苗，等，2001. 猕猴桃细菌性溃疡病流行预测初探[J]. 应用生态学报. (3): 355-358.]

LIU J, 2015. Evaluation of Resistant Varieties on Kiwifruit Bacterial Canker and Cluster Analysis of Genetic Relations by ISSR Markers[D]. Sichuan Agr University. [刘娟, 2015. 猕猴桃溃疡病抗性材料评价及其亲缘关系的 ISSR 聚类分析[D]. 四川农业大学.]

LU J, 2015. Evaluation of Resistant Varieties on Kiwifruit Bacterial Canker and Cluster Analysis of Genetic Relations by ISSR Markers [D].Sichuan Agr University. [刘娟，2015. 猕猴桃溃疡病抗性材料评价及其亲缘关系的 ISSR 聚类分析[D]. 四川农业大学.]

MAZZAGLIA A, RENZI M, BALESTRA GM, 2011. Comparison and utilization of different PCR-based approaches for molecular typing of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* strains from Italy[J]. Can J Plant Pathol, 1(33): 8-18.

MICHELOTTI V, LAMONTANARA A, BURIANI G, et al, 2015. RNAseq analysis of the molecular initeraction between *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* (Psa) and the kiwifruit[J]. Acta Hort-amsterdam, (1096): 357-362.

NARDOZZA S, MARTINEZ-SANCHEZ M, CURTIS C, et al, 2015. Screening Actinidia Germplasm for Different Levels of Tolerance, or Resistance, to Psa (*Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*[J]. Acta Hortic, (1096): 351-356.

PETRICCIONE M, CECCO ID, ARENA S, et al, 2013. Proteomic changes in Actinidia chinensis shoot during systemic infection with a pandemic *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* strain[J]. J Proteomics, 78: 461-476.

PETRICCIONE M, SALZANO AM, CECCO ID, et al, 2014. Proteomic analysis of the Actinidia deliciosa leaf apoplast during biotrophic colonization by *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*[J]. J Proteomics, 101: 43-62.

SCORTICHINI M, MARCELLETTI S, FERRANTE P, et al, 2012. *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*: a re-emerging, multi-faceted, pandemic pathogen[J]. Mol Plant Pathol, 13(7): 631-640.

SHAO WP, LIU YL, 2015. Sedection and Inoculative ldentification of Kiwifruit Resistance Rootstock [J]. Anhui J Agric Sci ,(35): 214-245. [邵卫平，刘永立，2015. 猕猴桃实生苗抗性鉴定与砧木筛选[J]. 安徽农业科学, (35): 214-245.

SHEN Z, HUANG LL, KANG ZS, 2009. The Investigation of Kiwifruit Bacterial Canker in Guanzhong Zone of Shaanxi Province[J]. Acta Agri Boreali-occidentalis Sin, (01): 191-193. [申哲，黄丽丽，康振生，2009. 陕西关中地区猕猴桃溃疡病调查初报[J]. 西北农业学报, (01): 191-193.]

SHI ZJ, ZHANG HQ, XIAO JP, et al, 2014. The resistance evaluation of different kiwifruit varieties to canker[J]. Acta Agric Zhejiang, 3(26): 752-759. [石志军，张慧琴，肖金平，等，2014. 不同猕猴桃品种对溃疡病抗性的评价[J]. 浙江农业学报, 3(26): 752-759.]

STEWART A, MCCARRISON AM, 1991. Pathogenicity and relative virulence of seven Phytophthora species on kiwifruit[J]. N Z J Exp Agric, 19(1):73-76.

TAKIKAWA Y, SERIZAWA S, ICHIKAWA T, et al, 1989. *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* pv. nov: The Causal Bacterium of Canker of Kiwifruit in Japan[J]. Ann Phytopath Soc Japan, 4(55): 437-444.

Tolerance of male selections to Psa-V in New Zealand[R]. Kiwifruit Vine Health Inc www.kvh.org.nz/Spring_Summer KVH Information Sheet: Male susceptibility to Psa-V, December 2012_Version 2.

TYNAN K M, SCOTT E S, SEDGLEY M, 1998. Development of excised shoot and root assays for in vitro evaluation of Banksia species for response to Phytophthora species[J]. Plant Path, (47): 456-462.

VANNESTE J, CORNISH D, Yu J, et al, 2014. First Report of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* the Causal Agent of Bacterial Canker of Kiwifruit on Actinidia arguta Vines in New Zealand[J]. Plant Dis, (98): 418.

VRIES DPD, 1965. Field resistance to bacterial canker in some cherry seedling populatioons[J]. Euphytica, (14): 78-82.

WAN R, HOU X, WANG X, et al, 2015. Resistance evaluation of Chinese wild Vitis genotypes against Botrytis cinerea and different responses of resistant and susceptible hosts to the infection[J]. Front Plant Sci, 6:854.

WANG L, WANG SM, HUANG HW, 2001. Graft compatibility among *Actinidia* species and screening, rootstocks r esistant to root-knot Nematodes [J]. Plant Sci J, (1): 47-51. [王莉，王圣梅，黄宏文，2001. 猕猴桃属种间嫁接亲和性试验研究及抗根结线虫砧木的初步筛选[J]. 武汉植物学研究，(1): 47-51.]

WANG SM, WU XW, HUANG R, et al, 1989. Preliminary report of fructuation in interspecific cross of Chinese gooseberries [J]. Wuhan Plant Sci J, (4): 399-402. [王圣梅，武显维，黄仁煌，等，1989. 猕猴桃种间杂交结果初报[J]. 武汉植物学研究, (4): 399-402.]

WANG T, WANG G, JIA Z, et al, 2018. Transcriptome Analysis of Kiwifruit in Response to *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* Infection[J]. Int J Mol Sci, 19(2): 373.

WANG Z Y, PATTERSON K J, GOULD K S, et al, 1994. Rootstock effects on budburst and flowering in kiwifruit[J]. Sci Hort-amsterdam, 57(3), 187-199.

WANG Z, GAO T, GU J, et al, 1998. Main Factors Affecting KiwiFruit Canker [J] . Anhui J AgrIC Sci, 8(4): 59-60. [王振荣，高同春，顾江涛，等，1998. 猕猴桃溃疡病主要发病条件研究[J]. 安徽农业科学, (4): 59-60.]

WANG Z, LIU Y, LI D, et al, 2017. Identificationof Circular RNAs in Kiwifruit and Their Species-Specific Response to Bacterial Canker Pathogen Invasion[J]. Front Plant Sci, 8:413. doi: 10.3389/fpls.2017.00413.

WANG Z, LIU Y, LI L, et al, 2017. Whole transcriptome sequencing of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*-infected kiwifruit plants reveals species-specific interaction between long non-coding RNA and coding genes[J]. Sci Rep, 7(1).

WANG Z, WANG S, LI D, et al, 2018. Optimized paired-sgRNA/Cas9 cloning and expression cassette triggers high-efficiency multiplex genome editing in kiwifruit[J]. Plant Biotech J.

WANG ZR, GAO TC, GU JT, et al, 1998. Research on the prevention and treatment of kiwifruit ulcer disease[J]. Anhui J AgrIC Sci, 4(26): 349-351. [王振荣，高同春，顾江涛，等，1998. 猕猴桃溃疡病防治研究[J]. 安徽农业科学, 4(26): 349-351.]

WEN H,2016. Research progress on bacterial canker disease of kiwifruit [D]. Zhejiang University. [文欢，2016. 猕猴桃抗溃疡病基因的生物信息学分析[D]. 浙江大学.]

YI PP, 2014. Different Of Kiwifruit V arieties eacterical canker resistant identification and pathogenesis-related enzymes research [D]. Northwest A & F University. [易盼盼, 2014. 不同猕猴桃品种溃疡病抗性鉴定及抗性相关酶研究[D]. 西北农林科技大学.]

YI PP, 2014. Resistance identificaiton of different kiwifruit varieties to bacterial canker and the study of pathogenesis-related enzymes[D]. Northwest A ＆ F University. [易盼盼,2014. 不同猕猴桃品种溃疡病抗性鉴定及抗性相关酶研究[D]. 西北农林科技大学.]

ZHANG HQ, LI HM, FENG JJ, et al, 2013. Investigation and analysis of infection caused by *Pseudomonas syringae* pv. *Actinidiae* and itsaffecting factors in Zhejiang province [J]. Acta Agric Zhejiang, (4): 832-835.[张慧琴，李和孟，冯健君，等,2013. 浙江省猕猴桃溃疡病发病现状调查及影响因子分析[J]. 浙江农业学报,(4): 832-835.]

ZHANG HQ, MAO XQ, XIAO JP, et al, 2014. Rapid molecular identification of *Actinidia* bacterial canker and preliminary screening of resistant materials in kiwifruit [J]. J Nucl Agric Sci , (7): 1181-1187[张慧琴，毛雪琴，肖金平，等，2014. 猕猴桃溃疡病病原菌分子鉴定与抗性材料初选[J]. 核农学报,(07): 1181-1187.]

ZHANG HQ, MAO XQ, XIAO JP, et al, 2014. Rapid molecular identification of *Actinidia* bacterial canker and preliminary screening of resistant materials in kiwifruit[J]. J Nucl Agric Sci, (7): 1181-1187[张慧琴，毛雪琴，肖金平，等，2014. 猕猴桃溃疡病病原菌分子鉴定与抗性材料初选[J]. 核农学报, (7): 1181-1187]

ZHANG XT, 2007. Study on the resistance indexes of kiwifruit to *Pseudomonas syringae* pv. *actinida* [D]. Anhui Agricultural University .[张小桐, 2007. 猕猴桃对溃疡病抗性评价指标的研究[D]. 安徽农业大学.]

ZHONG C, WANG S, ZHENGWANG, 2012. ‘Jinyan’, an interspecific hybrid kiwifruit with brilliant yellow flesh and good storage quality[J]. Hortscience, 8(47): 1187-1190.

ZHOU Y, ZHAO X, WU X, et al, 2014. Agrobacterium-mediated transformation of LJAMP2 gene into ‘Red Sun’ kiwifruit and its molecular identification[J]. Chin J Biotechnol, (6): 931-942.[周月，赵许朋，吴秀华，等，2014. 农杆菌介导 LJAMP2 基因导入‘红阳’猕猴桃及分子鉴定[J]. 生物工程学报, (6): 931-942.]

ZHU HY, DU RM, LI SL, et al, 1994. A preliminary study on the distant hybridization of kiwifruit[J]. Henan J Agric Sci, (01): 25-27. [朱鸿云，杜如民，李书林，等, 1994.猕猴桃远缘杂交试验研究初报[J]. 河南农业科学, (1): 25-27.]